Über den sympodialen Bau des Stengels von Sicyos angulata L.

von

Prof. Dr. **Franz Tondera** in Stanislau.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. Juni 1902.)

Ungeachtet der vielfachen und eingehenden Untersuchungen, welche man seit Sanio's Forschungen an dem Bau des Stengels und besonders der bicollateralen Bündel der Cucurbitaceen unternommen hat, wurde eine gehörige Aufmerksamkeit der auffallenden Anhäufung verschiedenartiger achselständiger Organe und deren Bedeutung nicht gewidmet. Kaum findet man die Erwähnung, dass die scheinbar achselständigen Seitensprosse nicht in der Mediane des Tragblattes stehen, sondern rechts oder links von seinem Insertionspunkte entspringen und eine Querreihe zwischen dem Tragblatte und der in gleicher Höhe seitwärts stehenden Ranke bilden. Von diesen ungleichwertigen Organen hat man lediglich die Ranke zu deuten versucht, und zwar ist dieselbe bald als ein rankenförmig entwickeltes Blatt, bald wieder als ein rankenförmig metamorphosierter Seitenspross erklärt worden.

Die anormale Aufstellung der erwähnten Organe kann zwar bei den untersuchten Stengeln von *Cucurbita* und *Cucumis* als eine zufällige angesehen werden und die seitliche Verschiebung derselben, da es kriechende Arten sind, in der Verdrehung des Stengels, in der seitlichen Beleuchtung und in dem Drucke der Nachbarpflanzen ihre Erklärung finden. Beobachtet man dagegen eine rankende Art, wie *Sicyos angulata* L.,

wo der häufig freischwebende Stengel eine von außen nicht beeinflusste Lage annehmen kann, so bemerkt man bald, dass die Seitwärtsstellung der in einem Knoten entspringenden Organe keinem Zufall unterliegt, sondern in jedem Knoten dieselbe verbleibt.

Diese Beobachtung hat mich bewogen, die genannte Art einer näheren Untersuchung zu unterziehen. Besonders verfolgte ich dabei den Zweck, die Bedeutung der neben der Blattachsel angehäuften Organe zu erklären und die verwickelte Zusammensetzung des Knotens zu erforschen. Als die wahrscheinlich zweckmäßigste Methode habe ich die Untersuchung des Gefäßbündelverlaufes mittels der Macerationen und Querschnitte gewählt.

Einige Erwähnungen über den Gefäßbündelverlauf findet man in den Untersuchungen von Sanio;[1] genauere Angaben Angaben führt Bernhardi in seiner Arbeit an.[2] De Bary[3] nimmt die Anordnung der Gefäßbündel in dem Stengel der rankenden Cucurbitaceen in zwei Ringe an, in welchen die Anzahl der Gefäßbündel den Kanten des Stengels entspricht. Eine eingehende Arbeit über den Gefäßbündelverlauf bei *Cucurbita maxima* hat Dutailly an der Sitzung vom 1. September 1879 der Association française pour l'avancement des sciences in Montpellier vorgelegt.[4] Dutailly will in seiner Dissertation gegenüber der vorher von Warming veröffentlichten Ansicht, nach welcher die Ranke der Cucurbitaceen ein metamorphosiertes Blatt ist, nachgewiesen haben, dass die Ranke der *Cucurbita maxima* einen rankenförmig metamorphosierten Spross darstellt. Ob diese Ansicht stichhaltig ist, will ich einstweilen dahingestellt sein lassen; ein großes Verdienst Dutailly's bleibt es, mittels der Macerationen den Verlauf der Gefäßbündel sowie ihren Zusammenhang mit den Achselorganen bei *Cucurbita maxima* nachgewiesen zu haben.

---

[1] Sanio, Botanische Zeitung, J. 1864, S. 227.

[2] Bernhardi, Beobachtungen über Pflanzengefäße, Erfurt, S. 20.

[3] De Bary, Handbuch der physiol. Botanik, S. 259.

[4] M. G. Dutailly, Recherches anatomiques et organogéniques sur les Cucurbitacées et les Passiflorées, 1879.

Im allgemeinen habe ich ähnliche, wenngleich in Besonderheiten verschiedene Verhältnisse während meiner Untersuchungen bei *Sicyos angulata* gefunden. Was die äußeren Achselorgane anbelangt, sind sie bei *Sicyos angulata* in der Regel stark entwickelt, was bei *Cucurbita* nicht immer der Fall ist; es lässt sich daher auch der Zusammenhang derselben mit den Gefäßbündeln genauer beobachten, ein Umstand, welcher den Wert der Achselorgane genau zu deuten gestattet.

Bereits an der keimenden Pflanze von *Sicyos angulata* bemerkt man, dass im Cotyledonarknoten die eine Seite der Spalte, welche die zwei Cotyledonen bilden, ein Blatt, die andere Seite der Stengel einnimmt, in der Mitte dagegen eine unentwickelte Knospe bleibt.

Beobachtet man einen völlig erwachsenen Spross, so fällt sofort auf, dass in jedem Knoten der Stengel von der Richtung des unteren Internodiums, von der Seite der Achselorgane betrachtet, nach hinten abweicht derart, dass das obere Internodium mit dem unteren einen stumpfen Winkel, nicht eine gerade Linie bildet. An einem vollständig entwickelten Knoten findet man auch, dass die achselständigen Seitenorgane niemals über die Insertionsstelle des Tragblattes, d. h. in der Mediane desselben stehen, sondern eine Querreihe zwischen dem Blatte und der in gleicher Höhe seitwärts entspringenden Ranke darstellen, also nicht in der Blattachsel gelegen sind.

Die Blattstellung entspricht dem Werte $^2/_5$. Dabei ist die Grundspirale an den Sprossen nächstfolgender Ordnung gegenläufig. Man findet demnach an einem Hauptsprosse linksständige Blätter mit linkswendiger Blattspirale, an seinem Nebensprosse rechtsständige Blätter mit rechtswendiger Blattspirale.

Betrachtet man nun die Achselorgane eines Knotens mit linksständigem Blatte, so findet man (siehe die Tafel I, Fig. 1) rechts vom Tragblatte den männlichen Blütenstand, nachher ein wenig tiefer den weiblichen Blütenstand. Rechts von demselben entspringt der beblätterte vegetative Spross, welcher die Verzweigung des Stengels bedingt; endlich schließt die Reihe eine handförmig verzweigte Ranke.

Über den anatomischen Bau des Stengels ist folgendes anzuführen.

Der fünfkantige Stengel besitzt unter der Epidermis an den Kanten fünf mächtige Collenchymbündel (Taf. I, Fig. 2). An das Collenchym *(c)* und in den Furchen an die Epidermis grenzt eine Schichte von in zwei Reihen geordneten Zellen *(d)*, welche kein Chlorophyll, sondern zahlreiche Stärkekörner enthalten. Diese stärkeführende Scheide, die am ganzen Umfange des Stengels einen geschlossenen Ring bildet, umfasst einen 3 bis 4 Zellen dicken Sklerenchymring *(e)*. Die prosenchymatischen Zellen dieses Ringes besitzen vollständig verholzte Membranen, welche unter Einwirkung von Chlorzinkjod tiefbraune Färbung annehmen.

An den Sklerenchymring grenzt ein engmaschiges, nach innen immer größere Zellen bildendes Rindenparenchym, welches die Siebtheile der äußeren Bündel umfasst und ohne Abgrenzung in das Markparenchym übergeht. Der Raum zwischen den drei Bündeln des inneren Bündelkreises ist gewöhnlich ganz hohl, indem infolge des langsamen Wachsthums die Markzellen auseinandergerissen werden und dadurch einer lysigenen Lufthöhle den Ursprung geben.

Die einzelnen Bündel, welche in zwei Bündelkreise eingereiht sind, kennzeichnen sich durch ihren eigenartigen anatomischen Bau. Die drei starken Bündel des inneren Ringes (Taf. I, Fig. 2) sind wegen ihres ungleich bicollateralen Baues sehr auffallend. Die zwei Siebtheile, welche den in der Mitte gelegenen Gefäßtheil von innen und von außen begleiten, besitzen eine beinahe gleich starke Entwickelung mit dem Unterschiede, dass das äußere Siebbündel durch eine Cambiumschichte vom Gefäßbündel getrennt ist, daher mit demselben ein offenes Bündel ausmacht; wogegen das innere Siebbündel sich ohne Vermittelung des Cambiums an den Gefäßtheil ansetzt.

Der Gefäßtheil des bicollaterialen Bündels umfasst einige englumige Ring- und Spiralgefäße und 5 bis 6 weitlumige, mit engquermaschiger Netzfaserverdickung versehene Gefäße, die miteinander mittels verholzter Parenchymzellen verbunden sind.

Die Bündel des äußeren Bündelkreises — sieben an Zahl — sind auch vorwiegend bicollaterale Bündel, sie weisen aber in ihrem Detailbau einige Unterschiede auf. In den Bündeln a', b', b'', die alle Blattspuren sind, findet man zwischen dem äußeren Siebtheil und dem Gefäßtheile eine Spur von Cambiumschichte; der innere Siebtheil besitzt dieselbe nicht, sondern legt sich unmittelbar an den Gefäßtheil an. Der Bau dieser drei Bündel entspricht daher im allgemeinen dem Baue der Bündel des inneren Ringes. Die Gefäße sind aber kleiner und die Siebröhrenbündel umfassen nur wenige Siebröhren.

Die Bündel a, b bilden die Fortsetzung der eben beschriebenen Blattspuren in unteren Internodien und unterscheiden sich von denselben durch ihre schwach und einseitig entwickelte Cambiumschichte.

Den einfachsten Bündelbau findet man in den Bündeln z, z'. Diese Bündel bestehen nur aus einem Siebtheile, ohne Gefäßtheil;[1] sie gehören dem inneren Bündelkreise an (entsprechen den Furchen des Stengels), steigen durch zwei Internodien auf, um schließlich in den markständigen Bündel $2''$ zu verschwinden.

Der Verlauf der markständigen Bündel und der Blattspuren sowie ihre Anastomosierung in den Knoten bieten viele interessante Einzelheiten dar. Ich will daher zuerst den Verlauf einzelner Bündel gesondert darstellen, um nachher das Gesammtbild derselben zu erklären. (Siehe Taf. II, Fig. 1 und 2.)

Die Gesammtzahl der am Querschnitte des fünfkantigen Stengels von *Sicyos angulata* angetroffenen Bündel beträgt in der Regel 10, welche zwei Bündelkreise bilden. Der innere Kreis besteht aus drei starken, markständigen Bündeln, die in ungleichen Abständen vertheilt sind. Die markständigen Bündel 1 und 2 stehen sehr nahe nebeneinander, das Bündel 3 steht in der entgegengesetzten Querschnitthälfte und ist von beiden ersteren gleich entfernt. Dem inneren Bündelkreise gehören auch die Siebbündel z und z', welche, wie schon erwähnt worden ist, im drittoberen Internodium zum markständigen Bündel $2''$ sich umgestalten.

---

[1] Dergleichen Bündel in einfacherer Form hat Sanio in den Stengeln anderer Cucurbitaceen gefunden. Botanische Zeitung, 1864, S. 227.

Der äußere Bündelkreis umfasst fünf schwache Bündel, welche den Kanten des Stengels entsprechen und alle Blattspuren sind; sie finden an den Verzweigungsstellen der markständigen Bündel 1 und 2 ihre Ansatzstelle.

Die Verbindung der Bündel untereinander weicht in den untersten Knoten des Stengels vielfach ab von den Anastomosen, welche sich in den höheren Knoten mit der größten Genauigkeit wiederholen. Der Kürze der Darstellung wegen sehe ich von den unteren Knoten ab und gehe zur Erörterung des Verlaufes und der Anastomosen der einzelnen Bündel in den höheren Stengeltheilen über.

Die drei großen markständigen Bündel anastomosieren miteinander derart, dass die einander näher stehenden Bündel 1 und 2 im Knoten zuerst nach auswärts abbiegen und jedes derselben sich in zwei, beinahe gleich starke Hauptverzweigungen *m*, *n*, *m'* *n'* gabelt. Die aufsteigenden Äste *n*, *n'* nähern sich bogenartig und verschmelzen miteinander zu einem starken Bündel 3′, welches im nächstoberen Internodium dem markständigen Bündel 3 entspricht. Die Seitenverzweigungen *m*,*m'*, welche horizontal und parallel zum Umfange des Stengels verlaufen, verstärken das Bündel 3. Dieses Bündel ist das stärkste im nächsten Internodium (1′) und entspricht dem Bündel 1 des unteren Internodiums. Es sind daher aus den Verzweigungen *m*, *m'*, *n n'*, zwei neue markständige Bündel 1′ und 3′ entstanden.

An der Verlängerung des Siebbündels *z'*, welches an den horizontalen Zweig *m'* des Bündels 1 sich ansetzt und einen großen Theil desselben mitnimmt, entsteht im oberen Internodium das dritte markständige Bündel 2′.

Außer diesen Hauptverzweigungen trennen sich von den Bündeln 1 und 2 in den Punkten *x* und *y* Bündelstämme, welche nach auswärts abbiegen und in den Seitenorganen verschwinden. Der Stamm *x* nimmt sogar den größten Theil des Bündels 1 ein, so dass die Verzweigungen *m'* und *n'* bedeutend schwächer erscheinen, als die aus dem kleineren Bündel 2 entstandenen analogen Verzweigungen *m*, *n*. Der Stamm *x* gabelt sich wieder in drei Bündel *x'*, *x''*, *x'''*. Aus dem Theile *x'* entsteht die Ranke, das Bündel *x''* liefert den vegetativen Spross, der Theil *x'''* den

weiblichen Blütenstand. Die Abzweigung *y* des Bündels 2 ist einfach und verschwindet in der Basis des männlichen Blütenstandes.

Die rindenständigen Blattspuren b', a', b'' anastomosieren vor dem Eintritte in das Blatt vermittels eines horizontalen Bündelbogens. Aus diesem Querbogen treten in das Blatt drei Bündel ein; sie entspringen aber nicht in der Mitte des Bogens, sondern seitwärts am rechten Theile desselben. Sie vereinigen sich nachher netzartig miteinander, um später in den Blattstiel zu verschwinden.

Verfolgt man den Verlauf der einzelnen Gefäßbündel in den nachfolgenden Internodien, so bemerkt man, dass die markständigen Bündel sich in den Knoten mit den rindenständigen Blattspuren vereinigen, d. h. dass die Blattspuren nach dem Verlaufe von zwei oder drei Internodien sich an die Verzweigungen der markständigen Bündel in den Knoten ansetzen.

Die Übersicht der eigenartigen Queranastomosen und des Verlaufes der Bündel wird aber erst dann klargelegt, wenn man den Verlauf der einzelnen Bündel gesondert verfolgt. Da die Anzahl der Bündel in jedem vollständig entwickelten Internodium dieselbe verbleibt, wiederholen sich die Anastomosenverhältnisse in jedem Knoten; man muss dennoch wenigstens drei Internodien in Betracht nehmen, wenn man den Anfang und den Abschluss des Verlaufes einzelner Bündel erforschen will.

Bei der Untersuchung des Verlaufes der markständigen Bündel findet man, dass das Bündel $3'$ aus der Vereinigung der Verzweigungen der Bündel 1 und 2 entstanden ist; es steigt durch ein Internodium auf, wird im nächsten Knoten durch horizontale Queranastomosen (*m* und m'), die es mit anderen zwei markständigen Bündeln verbinden, verstärkt und bildet im oberen Internodium das stärkste markständige Bündel $1''$. Dieses Bündel theilt sich im zweiten Knoten in drei Bündeläste, wie bei dem Bündel 1 schon oben angegeben worden ist. Durch die horizontale Verzweigung m' anastomosiert das Bündel 1 nicht nur mit den markständigen Bündeln $1'$ und $2'$, sondern auch mittels schwacher Verbindungen mit den rindenständigen Bündeln *a* und b'.

Aus dieser Darstellung ersieht man, dass das markständige Bündel $1''$ nur die Verlängerung des Bündels $3'$ des unteren Internodiums ausmacht und dass das Bündel $3'$ im nächsten Knoten keinen Seitenspross liefert, wohl aber nach dem Übergange in das Bündel $1''$ im zweitoberen Knoten.

Es existieren daher in jedem Internodium nur zwei Bündel, die Seitenorgane liefern, es sind dies die Bündel 1 und 2.

Der Verlauf des Bündels $2'$, inwieferne es als bicollaterales, markständiges Bündel auftritt, ist kurz und einfach. Dieses Bündel hat seinen Ursprung auf der Queranastomose m' an der Stelle, wo das Siebbündel z' diese Anastomose berührt; es steigt durch ein Internodium auf, theilt sich im nächsten Knoten in drei Äste, deren kleinster y in den männlichen Blütenstand ausläuft. Die obere Verzweigung geht in das Bündel $3''$ über, der horizontale Ast m dagegen bildet die Queranastomose und verstärkt das Bündel $1''$.

Nimmt man aber auch das Siebröhrenbündel z und z' in Betracht, an dessen Verlängerung das Bündel $2'$ entsteht, so muss man zu seiner Ursprungsstelle noch um zwei Internodien tiefer hinabsteigen. Das Siebbündel z entsteht als ein schwaches Bündel an der Stelle, wo das Bündel 1 sich in die Äste m' und n' verzweigt.

Die rindenständigen Bündel a und b sind Blattspuren, welche sich zu beiden Seiten an das unten verzweigte markständige Bündel $3'$ ansetzen. Die scheinbaren drei Blattspuren b', a', b'' eines jeden Blattes reducieren sich auf zwei Blattspuren a', b'' wenn man erwägt, dass die Blattspur b' dem höheren Blatte als b'' angehört und nur durch eine Queranastomose mit a' sich verbindet.

Nach der Darlegung des Verlaufes der markständigen Bündel sowie der Blattspuren und ihrer Beziehung zu den äußeren Organen eines Knotens, will ich die Bedeutung der auf verschiedene Art gedeuteten Seitenorgane eines Knotens klarzulegen versuchen.

Vor allem muss man hervorheben, dass sowohl die äußere Aufstellung der Seitenorgane eines Knotens als auch ihr Ursprung von den Gefäßbündeln beweisen, dass nicht alle Seitenorgane achselständig sind. Die Lage der Blattspuren a', b''

sowie die Lage des Blattes vor dem markständigen Bündel 2′ beweisen, dass nur der Seitenspross *y*, d. h. der männliche Blütenstand achselständig ist. In der Mediane des Tragblattes soll daher nur der männliche Blütenstand liegen, welcher aus dem Bündel 2 entspringt, aber infolge der Seitenverschiebung gewöhnlich auch nicht in die Mediane des Tragblattes fällt. Die anderen Seitenorgane *x′*, *x″*, *x‴* besitzen einen anderen Ursprung, sie entspringen am Bündel 1, welchem kein Blatt entspricht.

Der Haupttheil des Bündels 2′ geht mittels der Verzweigungen *m* und *n* in das obere Internodium des Stengels über, indem diese Äste das Bündel 1″ und 3″ verstärken. Die Bündel des folgenden Internodiums des Stengels sind daher vorwiegend aus dem Bündel 2′ entstanden. Indem aber das Bündel 2′ dem Seitensprosse seiner Lage gemäß angehört, so ist das folgende Internodium des Stengels auch ein Seitenspross. Der Hauptspross entsteht aus dem stärksten markständigen Bündel 1′; dieses Bündel wird vornehmlich für die Bildung der Organe *x′*, *x″*, *x‴*, d. h. für die verzweigte Ranke, den vegetativen Spross und den weiblichen Blüthenstand verwendet. Ein schwacher Theil desselben anastomosiert mit den Bündeln 2″ und 3″.

Der Hauptspross findet in den angeführten Seitenorganen eines Knotens seinen Abschluss, er geht also in das folgende Internodium nicht über; der Achselspross dagegen bildet den Hauptspross des folgenden Internodiums des Stengels. Der Stengel von *Sicyos angulata* L. besitzt daher einen sympodialen Bau: in jedem Knoten gabelt sich der Hauptspross in drei Seitenorgane, unter welchen der vegetative Spross gewöhnlich verkümmert, oder wenigstens schwach entwickelt ist, das erste Blatt desselben dagegen in die verzweigte Ranke umgestaltet wird; der Achselspross übernimmt dabei die Rolle des Hauptsprosses und bildet das nächstfolgende Internodium des Stengels.

Daraus erklärt sich die Anhäufung der Seitenorgane in einem Knoten sowie die Erscheinung, dass die einzelnen Internodien nicht eine gerade Linie bilden, sondern in jedem Knoten von der ursprünglichen Richtung abweichen.

Beinahe dieselben Verhältnisse hat Dutailly im Stengel von *Cucurbita maxima* gefunden. Der Unterschied besteht nur darin, dass die Bündel *z* und *z'* stärker entwickelt sind und den drei Bündeln des inneren Ringes an Größe gleichkommen. Man kann daher mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch der Stengel der Art *Cucurbita* ein Sympodium bildet.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. Stengel von *Sicyos angulata* L. mit seinen scheinbar achselständigen Seitenorganen.

Fig. 2. Querschnitt des Stengels, zehnfache Vergrößerung.

Tafel II.

Fig. 1. Bündelverlauf im macerierten Stengel.

Fig. 2. Dasselbe Bündelsystem aufgeschnitten und in einer Fläche dargestellt.